Beiträge

zur

Kenntniss der Spinnenaugen.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doctorwürde

der Hohen philosophischen Facultät
(II. Section)

der

Königl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von

Ernst Hentschel
aus Salzwedel.

Jena,
Gustav Fischer
1899.

Beiträge

zur

Kenntniss der Spinnenaugen.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doctorwürde

der Hohen philosophischen Facultät
(II. Section)

der

Königl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Ernst Hentschel
aus Salzwedel.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Jena,
Gustav Fischer
1899.

Einleitung.

Die ersten eingehendern Angaben zur Morphologie der Spinnenaugen finden sich in der umfangreichen Arbeit GRENACHER's „Ueber das Sehorgan der Arthropoden". Der Autor macht in diesem Werke darauf aufmerksam, dass sich in den Augen der einzelnen Spinne zwei verschiedene Ausbildungsweisen der Retina nachweisen lassen, dass nämlich im einen Fall die Stäbchen nach aussen, im andern Fall nach innen von den Kernen der Retinazellen liegen. BERTKAU bestätigte später diese auffallende Thatsache und constatirte ferner, dass die beiden Typen der Retina immer auf bestimmte Augen vertheilt sind. Er unterschied demnach im Hinblick auf die Augen anderer Arachniden die aufrechten „Hauptaugen" von den inversen „Nebenaugen". — Bot nun schon das in der Reihe der wirbellosen Thiere fast einzig dastehende Vorkommen inverser Augen dem vergleichend-anatomischen Verständniss grosse Schwierigkeiten dar, so wurden dieselben noch vermehrt durch die widersprechenden Angaben der beiden genannten Autoren über den feinern Bau, speciell über die Innervation der Retina. Nach GRENACHER sollte in den Nebenaugen die Nervenfaser, vom Grunde des Auges kommend, sich zur Retinazelle erweitern und diese zuerst das Stäbchen, dann den Kern umschliessen. Dagegen behauptete BERTKAU, dass die Fasern, zwischen den Stäbchen hindurchtretend, sich mit dem kernführenden Theil der Zelle verbänden, dass also nicht der Kern, sondern das Stäbchen den freien, peripheren Theil der Zelle einnähme.

Wollte man nun den ungewöhnlichen Bau der Retina auf den gewöhnlichen, bei wirbellosen Thieren allgemein verbreiteten aufrechten Typus zurückführen, so waren zwei Annahmen möglich: im Anschluss an die Angaben Grenacher's musste man eine Verlagerung von Kern und Stäbchen innerhalb der einzelnen Sehzelle vermuthen, während die Anschauung Bertkau's auf die Annahme einer Inversion der ganzen Retina hinleitete.

Inzwischen ergaben nun jedoch Locy's entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Hauptauge der Spinnen, sowie die entsprechenden Arbeiten Purcell's und Parker's über die Hauptaugen anderer Arachniden, dass es gar nicht berechtigt ist, für diese Augen einen ursprünglich aufrechten Bau der Retina anzunehmen, sondern dass dieser die Folge einer Einstülpung ist; dass sich vielmehr die Stäbchen am ursprünglich vom Licht abgewandten, innern Ende der Sehzellen ausbilden. — Die Entwicklung der Nebenaugen wurde von Mark einer eingehenden Untersuchung unterworfen, ohne dass es jedoch diesem Autor gelang, seine Resultate über allen Zweifel sicher zu stellen. Auch schienen vereinzelte Angaben anderer Autoren (Purcell, Kishinouye) ihnen zu widersprechen.

Für meine erneute Untersuchung der Spinnenaugen waren in Folge dessen hauptsächlich die beiden Fragen leitend:

1) In welcher Weise wird die Retina der Nebenaugen innervirt?

2) Wie entwickeln sich die Nebenaugen?

Auch die Hauptaugen habe ich einer Nachuntersuchung unterworfen.

Das Material meiner Untersuchungen entstammt zum grössten Theil der Umgebung von München und wurde in erster Linie der Familie der Lycosiden entnommen, die sowohl durch ihr reichliches Vorkommen und die leichte Bestimmbarkeit der von der Mutter mit herumgetragenen Eier als auch durch die relativ beträchtliche Grösse der Nebenaugen besonders geeignet erschien. Die Bestimmung geschah zumeist nach Simon's „Les Arachnides de France", Anfangs auch nach andern Werken.

Die Untersuchungsmethoden waren zunächst die von Purcell angegebenen: Conservirung in einer Mischung von Pikrinsäure und absolutem Alkohol, Pigmententfernung durch Grenacher-sche Flüssigkeit, Aufbewahrung in essigsaurem Kali (später in Canadabalsam). Ausserdem benutzte ich zur Conservirung Chitin erweichende Mittel, wie Formol (10 %) und Salpetersäure (10 %), die zwar nie in jeder Beziehung gute Präparate lieferten, aber oft manche

Verhältnisse besonders gut zeigten. Sehr geeignet war dagegen Perenyi'sche Flüssigkeit. — Die Eier wurden in kaltem oder warmem Sublimat und Sublimat-Alkohol conservirt. Die Doppelfärbung mit Hämalaun und Congoroth liess nichts zu wünschen übrig. — Die Figuren wurden mit Hülfe der Camera lucida entworfen, und (soweit nicht anders angegeben) bei der Ausführung jede bewusste Schematisirung selbst da vermieden, wo die Mängel des Präparats eine solche aus ästhetischen Gründen gerechtfertigt haben würden.

Schliesslich sei es mir noch gestattet, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Richard Hertwig, für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit und deren dauernde freundliche Unterstützung meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

---

1. Die Hauptaugen.

Als Hauptaugen bezeichnet Bertkau das vordere innere Augenpaar der Spinnen, das sich in seiner Anatomie wie in seiner Entwicklung wesentlich von den drei übrigen Augenpaaren unterscheidet. Bau und Entwicklung dieser Augen sind relativ einfach. Ersterer wurde hauptsächlich von Grenacher und Bertkau, letztere von Locy eingehenden Untersuchungen unterworfen. Meine Untersuchungen beschränkten sich fast ausschliesslich auf die Familie der Lycosiden, die ich wegen ihrer für das Studium der Nebenaugen günstigen Verhältnisse wählte, trotzdem die Hauptaugen hier wegen ihrer Kleinheit schwieriger zu untersuchen sind als bei andern Formen.

Ich habe zwischen den Angaben Grenacher's und Bertkau's keine wesentlichen Differenzen auffinden können und stimme in meinen eigenen Resultaten sowohl mit ihnen als auch mit den Angaben Locy's nahezu vollständig überein. Wenn ich diesen Augen dennoch eine wiederholte Darstellung zu Theil werden lasse, so geschieht es besonders mit Rücksicht auf die nachfolgende Besprechung der Nebenaugen.

A. Anatomie.

(Vergl. das Schema Fig. 21 A.)

Die Hauptaugen der Lycosiden (Fig. 1) unterscheiden sich von denen anderer Familien dadurch, dass sie sehr tief gebaut d. h. in der Richtung der Augenaxe bedeutend gestreckt sind. Es lässt sich zwischen dem Augenbulbus und dem Nervus opticus keine so bestimmte

Grenze erkennen, wie sie in den Nebenaugen durch die so genannte postretinale Membran gebildet wird. Diese ist zwar auch hier vorhanden, doch wird sie von dem Nervenstrang, der nur einfach zu sein scheint, so breit durchsetzt, dass nur die seitlichen und ganz geringe basale Partien zurückbleiben, das Auge also fast continuirlich in den Nervenstrang überzugehen scheint. — In andern Familien (Fig. 2), wo die Hauptaugen grösser und die Nervenbündel weniger umfangreich sind, lässt sich die postretinale Membran auch am Grunde des Auges sehr deutlich erkennen; sie ist durchaus von der Beschaffenheit wie bei den unten zu beschreibenden Nebenaugen.

Im Uebrigen ist das Auge der Typus eines „Stemma" d. h. eines Auges, in dem die Retina aus einem umgewandelten Stück des Epithels besteht („Ocellus") und von einer gesonderten, durchsichtigen, als „Glaskörper" bezeichneten Schicht überlagert wird, die nach aussen eine einfache chitinöse Linse abscheidet. Die Nervenfasern verlaufen direct vom Gehirn nach dem Grunde des Auges und den innern Enden der Retinazellen.

Der Linse und dem Glaskörper, die als modificirte, aber in ihrer ursprünglichen Lage verharrende Theile des Epithels, bez. der Körpercuticula anzusehen sind, habe ich keine genaue Untersuchung zu Theil werden lassen. Beide sind von frühern Autoren eingehend beschrieben worden und stimmen auch in jeder Beziehung mit den entsprechenden Theilen der Nebenaugen überein.

Der eigentliche Sinnesapparat des Auges ist von verhältnissmässig einfachem Bau. Die lang gestreckten Retinazellen, die in einer einzigen Schicht angeordnet sind, legen sich mit ihren äussern, dem Licht zugekehrten Enden unmittelbar an die Basis der Glaskörperschicht an und bilden an diesem Ende die Stäbchen aus. Diese liegen also ausserhalb von den Kernen, weshalb Graber nach der Lage der letztern die Hauptaugen „postbacillär" nannte im Gegensatz zu den „präbacillären" Nebenaugen. In den Hauptaugen der Lycosiden sind die Stäbchen gewöhnlich nicht so deutlich wie bei den Nebenaugen in einer gleichmässigen und geschlossenen Schicht angeordnet (Fig. 1). In andern Familien, wo die Hauptaugen verhältnissmässig grösser sind, pflegt die Stäbchenschicht regelmässiger und deutlicher ausgeprägt zu sein (Fig. 2).

Das innere, dem Licht abgekehrte Ende der Retinazellen umschliesst den Kern, und mit diesem Ende treten auch die Nervenfasern in Verbindung. Grenacher und Bertkau haben diese Verbindung so dargestellt, als fände ein allmählicher Uebergang aus der

Nervenfaser in die Retinazelle statt, indem jene, sich allmählich erweiternd, den Kern einschlösse. Ich habe in meinen Schnitten keine derartigen Bilder gefunden, vielmehr liess sich, wo die Umgrenzung der Retinazelle überhaupt deutlich zu erkennen war, eine allseitig gleichmässige keulenförmige Endanschwellung der Zelle, die den Kern einschloss, wahrnehmen, während andrerseits die Nervenfasern in ihrem ganzen Verlauf eine gleich bleibende Dicke zeigten. Ueberhaupt habe ich niemals in den Augen der Spinnen die von BERTKAU auch an anderer Stelle angenommene Verdickung oder Verdünnung einer Nervenfaser beobachten können.

Günstiger als die Lycosiden sind für das Studium des Nervenansatzes an die Retinazelle in den Hauptaugen diejenigen Spinnen, bei denen das Nervenfaserbündel nicht vom Grunde her, sondern von der Seite in das Auge eintritt, wie z. B. bei einigen Drassiden (Fig. 2). Hier müssen die Nervenfasern, um an das hintere, kernführende Ende der Retinazellen herantreten zu können, von der Dorsalseite des Körpers her nach dem Grunde des Auges umbiegen, und man sieht daher die einzelnen, von der Eintrittsstelle aus einander strahlenden Nervenfasern quer durch die Zellenmasse hindurch in flachen Bogen nach den Kernen der einzelnen Zellen verlaufen, so dass man sie oft auf ihrem ganzen Wege genau verfolgen kann. Dasselbe Verhalten bringt BERTKAU (Fig. 1) für das Hauptauge von *Meta* zur Darstellung. — Die Verbindungsstelle zwischen Retinazelle und Nervenfaser entzog sich leider sowohl hier wie bei den Nebenaugen vollständig meiner Untersuchung.

B. Entwicklung.

(Vergl. das Schema Fig. 19.)

So einfach die Entwicklung der Hauptaugen bei den Spinnen ist, so hat sie doch einen so eigenthümlichen Verlauf, dass sie der Homologisirung dieser Augen mit denen anderer Thiergruppen ausserhalb der Classe der Arachniden bedeutende Schwierigkeiten entgegensetzt. Befremdend ist nämlich der von allen Autoren übereinstimmend beschriebene Umstand, dass die Stäbchen in den Retinazellen, die sich aus einem Theil des Epithels differenziren, nicht an den ursprünglich (in der Epidermis) nach aussen gerichteten, sondern an den innern, dem Licht ursprünglich abgewandten Zellenden liegen. Erst in Folge einer Einstülpung kommt die betreffende Schicht in eine Lage, die dennoch die sich ausbildenden Stäbchen dem Licht zugewandt sein lässt, wie es in den Augen fast aller wirbellosen Thiere die Regel ist.

Auch ich vermag nur diese eigenthümliche Thatsache zu bestätigen. — Die Entwicklung des Auges beginnt mit einer taschenförmigen, von unten nach oben gerichteten Einstülpung am vordern Ende des Kopfs, die ursprünglich für beide Augen gemeinsam zu sein scheint und erst später zur Ausbildung der beiden getrennten Bulbi führt. Die äussere Wand dieser Tasche (Fig. 3) legt sich eng an die davor liegende Epithelschicht an, verdickt sich ganz beträchtlich und bildet, nachdem die Einstülpung zur vollständigen Abschnürung einer Blase geführt hat, die Retina aus, indem sie die Stäbchen an dem centralen, jetzt nach aussen, früher aber nach innen gerichteten Zellende entstehen lässt (Fig. 4 B).

Die hintere Wand der Tasche verdünnt sich unter allmählichem Schwinden der Zellkerne mehr und mehr und bildet die später an ihrer Stelle liegende postretinale Membran aus.

Aus der ausserhalb der Retina in ihrer ursprünglichen Lage verbleibenden Schicht entwickelt sich der Glaskörper. Zu diesem Zweck ordnen sich die Zellen in einer einzigen, einem Cylinderepithel gleichenden Schicht an, strecken sich beträchtlich in die Länge und verlagern ihre Kerne sämmtlich an das innerste Ende des Zellkörpers (Fig. 1, 2). Zwischen den Zellen sowie am Grunde dieser Schicht werden deutlich erkennbare Membranen ausgeschieden, welche die einzelnen Zellen von einander und von den Retinazellen trennen. Jedoch geschieht dies erst auf ziemlich späten Entwicklungsstadien.

Während dieser Entwicklung müssen die Nervenfasern, um mit den Zellen der Retina in dauernder Verbindung bleiben zu können, die taschenförmige Einstülpung umgehen und treten deswegen von der dorsalen Seite her zwischen der äussern Wand der Tasche (bez. Blase) und dem sie überlagernden Epithelabschnitt, also zwischen retinogener und vitreogener Zellenschicht in das embryonale Auge ein (Fig. 3, 4 B). Den Uebergang von dem ursprünglich seitlichen zu dem definitiven basalen Eintritt des Nervenbündels in das Auge habe ich nicht im Einzelnen verfolgen können, jedoch scheint mir die Anatomie der ausgebildeten Augen darüber Auskunft zu geben. Die vergleichende Prüfung der besprochenen Verhältnisse bei verschiedenen Spinnengruppen zeigt nämlich, dass der Nerveneintritt an verschiedenen Stellen zwischen der Mitte des Augengrundes und dem dorsalen Rande des Auges stattfinden kann. Vielleicht darf man auf Grund dieser Thatsache für die ontogenetische Entwicklung eine Verschiebung der Nerveneintrittsstelle in dem genannten Bezirk annehmen, die je nach der betreffenden Art bis zur Mitte des Augengrundes fortschreiten

oder auf einem frühern Stadium stehen bleiben kann (vergl. Fig. 4, 2 und 1).

Die Präparate, welche ich von Entwicklungsstadien anderer Spinnen besitze, zeigen dieselben Verhältnisse, wie ich sie für die Lycosiden beschrieben habe.

2. Die Nebenaugen.

Die drei Augenpaare der Spinnen, welche Bertkau als „Nebenaugen" zusammenfasst, nämlich die hintern Mittel- und die beiden Paare der Seitenaugen, verdienen diesen Namen nur in so fern, als sie sich mit den Nebenaugen anderer Arachniden homologisiren lassen. Nur ein morphologisches Verhältniss wird in diesem Namen zum Ausdruck gebracht, denn in biologischer Beziehung dürften die „Nebenaugen" keineswegs den „Hauptaugen" gegenüber eine untergeordnete Rolle spielen. Sowohl die Complicirtheit ihres innern Baues als auch in vielen Fällen ihre Grösse scheinen sogar darauf hinzudeuten, dass ihre Bedeutung im Leben der Spinnen grösser ist als die der Hauptaugen. — Anatomie und Entwicklung der Nebenaugen sind daher auch viel länger unklar geblieben als die der Hauptaugen. Ich werde mich bemühen, den Typus ihrer innern Structur und ihrer Entwicklung, wie ich ihn in der Familie der Lycosiden gefunden habe, darzustellen und die Abweichungen, welche in andern Familien der Spinnen vorkommen, darauf zurückzuführen suchen. Meine Angaben beziehen sich in erster Linie auf die zweite Augenreihe der Lycosiden, die den hintern Mittelaugen anderer Spinnen entspricht. Die Augen der dritten Reihe (hintern Seitenaugen) sind nur gelegentlich berücksichtigt, besonders weil ihre Lage zu den gewöhnlichen drei Schnittrichtungen, der sagittalen, transversalen und frontalen, keine günstige ist. Sowohl diese wie auch die vordern Seitenaugen, die ich ihrer Kleinheit wegen nur flüchtig angesehen habe, zeigen jedoch keine wesentlichen Abweichungen von den Augen der zweiten Reihe.

A. Anatomie.

(Vergl. das Schema Fig. 21 B.)

Die Anatomie der Nebenaugen ist von einer Reihe von Autoren eingehender Untersuchung unterzogen worden. Die wichtigsten Arbeiten auf diesem Gebiet dürften wieder die von Grenacher und Bertkau sein, deren Resultate ich zum grossen Theil bestätigen, zum Theil ergänzen und in einigen Punkten widerlegen zu können hoffe.

Bekanntlich besteht das Nebenauge der Spinnen aus einer Reihe hinter einander liegender, scharf von einander abgegrenzter Schichten, die sich — auch ihrer physiologischen Bedeutung nach — in drei Gruppen eintheilen lassen, nämlich:

1) Linse und Glaskörperschicht,
2) Retinaschicht, Tapetum und Nervenfaserschicht,
3) die das Auge nach hinten abschliessende so genannte postretinale Membran.

Linse und Glaskörperschicht, in denen ohne Schwierigkeit modificirte, aber in ihrer ursprünglichen Lage verharrende Theile des Chitins und der Epidermis wiederzuerkennen sind, haben einen so einfachen Bau und sind so oft und eingehend beschrieben worden, dass ich sie hier übergehen zu können glaube. Ehe ich mich jedoch zu der hintern Hälfte des Auges wende, halte ich es für nothwendig, noch einmal auf die sogenannte „präretinale Membran" einzugehen, die angeblich den vordern Theil des Auges von dem hintern trennen soll. Graber beschrieb dieselbe als „cuticulare Membran, welche sich als selbständige Schicht zwischen Glaskörper und Retina einschiebt". Danach wurde sie einer der Hauptstreitpunkte in der Anatomie des Spinnenauges. Graber, Mark u. A. legen ihr eine grosse Bedeutung für die Entwicklung des Auges bei. Meine Schnitte zeigen fast regelmässig diese Membran. Sie bildet eine deutliche Scheidewand zwischen Glaskörper und Retina. Dennoch möchte ich sie nicht als „präretinale" Membran der „postretinalen" gegenüber stellen, da mir beides ganz verschiedene Bildungen zu sein scheinen. Die so genannte präretinale Membran ist nämlich nicht eine einfache Lamelle, sondern setzt sich deutlich zwischen die einzelnen Zellen des Glaskörpers hinein fort; sie erinnert daher lebhaft an die Zellwände prosenchymatischer Pflanzenzellen, die an der Basis mit einander zu einer einheitlichen Lamelle verschmolzen sind. Mithin ist dieses ganze Gebilde als ein Theil — eine Ausscheidung — des Glaskörpers zu betrachten und keineswegs als eine indifferent zwischen den beiden benachbarten Zellenschichten liegende „selbständige" Membran aufzufassen. Eine ganz andere Bedeutung weisen meine anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Resultate der postretinalen Membran zu. Sie entsteht aus einer einfachen Zellenschicht, die keine andere Function hat, als diese Membran auszuscheiden, und dient, ohne in Beziehung zu irgend einem besondern Theil des Auges zu treten, nur dazu, den ganzen Bulbus nach hinten abzuschliessen.

Der zweite und wichtigste Theil des Auges, in dem von vorn

nach hinten Retina, Tapetum und Nervenfasern als drei concentrische Schichten auf einander folgen, gewinnt dadurch einen sehr complicirten Bau, dass die Nervenfasern zwischen die Elemente des Tapetums und der Retina eindringen und diese Schichten zum Theil durchsetzen.

Die Retina ist eine mehr oder weniger muldenförmig eingesenkte, concave, einfache Zellenschicht, die nach vorn vom Glaskörper, nach hinten von der postretinalen Membran begrenzt wird. Nur scheinbar besteht sie aus zwei Schichten, der vordern „Kernschicht" und der hintern „Stäbchenschicht" früherer Autoren. Thatsächlich geht jede einzelne Zelle durch beide Schichten hindurch und ist in der „Kernschicht" durch den kernführenden, in der „Stäbchenschicht" durch den stäbchenführenden Theil vertreten. Die Zellen bilden die Stäbchen am hintern, dem Licht abgewandten Ende aus eine Eigenthümlichkeit, die das Spinnenauge mit den Augen nur sehr weniger Wirbellosen gemein hat. Ein Längsschnitt durch die Retina zeigt die Stäbchen palissadenartig neben einander stehend, so dass sie wie eine besondere, von der darüber liegenden Zellenmasse getrennte Schicht erscheinen.

Die kernführenden Theile der Retinazellen liegen ausserhalb von den Stäbchen in viel ungleichmässigerer, oft wirrer Anordnung. Besonders häufig sind die Kerne von der Mitte nach den Seiten gedrängt, ein Lageverhältniss, das sein Extrem ausserhalb der Familie der Lycosiden in den Fällen erreicht, wo die Kerne gar nicht mehr zwischen Stäbchen- und Glaskörperschicht liegen, sondern seitlich neben diesen Schichten an der postretinalen Membran, gleichsam als wären sie durch ein näheres Zusammentreten von Stäbchenschicht und Glaskörper seitlich hinausgepresst. Dieses Verhalten findet sich z. B. in den Familien der Attiden (Fig. 5), Argyronetiden und Drassiden. — Häufig lässt sich in den Augen der Lycosiden trotz der wirren Lage der obern Theile der Zellen die Verbindung zwischen Stäbchentheil und Kerntheil gut erkennen; schwieriger wird dies, wenn die Kerne seitlich neben dem Augenbulbus liegen. In solchen Fällen zeigen jedoch zuweilen Schnitte, die nahezu senkrecht zur Augenaxe und dicht an der Oberfläche der Stäbchenschicht geführt sind, sehr deutlich dünne, fadenförmige Gebilde, die sich einerseits mit den obern Enden der Stäbchen, andrerseits mit den peripher liegenden Kernen verbinden und die lang ausgezogenen Mittelstücke der Retinazellen darstellen (Fig. 5).

Allem Anschein nach bildet jede Zelle ein zweitheiliges (nicht zwei einzelne!) Stäbchen aus, das die Form eines längs gespaltenen, meist oben und unten abgerundeten Cylinders hat. Auf Querschnitten

erscheinen die beiden Theile in Folge dessen halbmondförmig, mit einander zugewandten geraden Seiten (Fig. 12). Bei der Untersuchung von Längsschnitten, die etwas macerirt sind, lässt sich häufig auch eine schichtartige Quertheilung der Stäbchen erkennen, wie sie von Purcell für die Phalangidenaugen beschrieben wurde (Fig. 13).

Ein Punkt, welcher mir für das Verständniss des Auges von grosser Bedeutung zu sein scheint, ist schliesslich noch die eigenthümliche Anordnung der Stäbchen, auf die zuerst Grenacher die Aufmerksamkeit lenkte. Er gab an, dass die Stäbchen in einem einzigen, in sich zurück laufenden, rosettenartig ein- und ausgefalteten Bande neben einander gestellt seien (vergl. tab. 3, fig. 24); dagegen stellt Bertkau in seiner fig. 8 C ihre Anordnung als einzelne Reihen dar, die paarweise an beiden Enden in einander übergehen und dadurch Doppelreihen erzeugen. Meine Präparate sprechen durchweg für die Anschauung Grenacher's, deren Richtigkeit manche Schnitte mit grosser Bestimmtheit beweisen.

Oft sind allerdings die Stäbchenreihen so dicht gedrängt, dass ihr Zusammenhang nur sehr schwer klar zu stellen ist; oft ist auch die Krümmung der ganzen Schicht eine so starke, dass selbst auf dicken Schnitten, die senkrecht zu einem Theil der Stäbchenmasse geführt sind, nicht eine ganze Stäbchenreihe von einem bis zum andern Ende getroffen wird. Aber zwei Momente leiten doch zu klarem Verständniss der Stäbchenanordnung: einmal die Beziehungen der Stäbchenreihen zu den früher von Bertkau beschriebenen Streifen des Tapetums, worauf ich später zurückkomme, und dann vor allem die Entwicklungsgeschichte des Auges. Auf frühern Entwicklungsstadien zeigen nämlich senkrecht zur Augenaxe geführte Schnitte oft mit grosser Deutlichkeit die rosettenförmige Anordnung des Stäbchenbandes (Fig. 18), weil dann die Schleifen der Rosette noch bei weitem nicht so zahlreich, so lang und so schmal sind wie im ausgebildeten Auge und deswegen, in lockerer Anordnung liegend, leicht in ihrem Zusammenhang erkannt werden können. Ausserdem wird diese Beobachtung durch den Umstand begünstigt, dass in der betreffenden Entwicklungsperiode ein Stadium auftritt, während dessen die Retina nahezu in einer Ebene gelegen ist (Fig. 4 A).

Auf die Bedeutung der besprochenen Stäbchenrosette kann ich erst nach Beschreibung des Tapetums und der Nervenfaserschicht näher eingehen, weil diese drei Elemente des Auges in engster Beziehung zu einander stehen.

Hinter, bez. unter der Retina liegt das Tapetum als eine ver-

hältnissmässig dünne, fasrige Schicht von gelbbrauner Farbe, die im ausgebildeten Auge gewöhnlich keine Zellkerne erkennen lässt. Bertkau hat das Tapetum in so eingehender Weise untersucht, dass ich seiner Darstellung nur wenige berichtigende Bemerkungen hinzuzufügen habe.

Die Form des Tapetums variirt zwischen einer nur schwach eingesenkten Mulde und einer tiefen, trichterförmigen Tasche. Im Allgemeinen gleicht seine Gestalt etwa einer Nusschale, deren Längsaxe in den Augen der zweiten Reihe bei den Lycosiden in die Sagittalebene des Körpers zu liegen kommt. Dieser Längsaxe entsprechend besitzt das Tapetum im Grunde einen oft sehr schmalen Spalt, der das ganze Gebilde in zwei Hälften zerlegt, und jede dieser Hälften ist wieder durch eine Anzahl zu dem Längsspalt senkrecht stehender Querspalten in eine Reihe paralleler Streifen zerschlitzt, die wie die allerdings sehr breit zu denkenden Zinken zweier Kämme einander gegenüberstehen und mit einander alterniren (Fig. 9).

Diese meine Resultate in Bezug auf den Bau des Tapetums stimmen mit den Angaben Bertkau's in so fern nicht überein, als dieser Autor die Haupt- und Längsspalte nicht kennt, welche die Mitte des Tapetums durchzieht. In Folge dessen sind in seiner Figur die Querspalten völlig von einander getrennt, alterniren aber mit einander, wie es auch meinen Befunden entspricht. Das Vorhandensein der Längsspalte, die einzelne meiner Präparate sehr deutlich zeigen (Fig. 9), bestätigen jedoch auch die Angaben Mark's über die Entwicklung des Tapetums. Da nun aber nach Mark auf frühern Stadien die Spalte verhältnissmässig viel breiter zu sein scheint als im ausgebildeten Auge, da man also eine allmähliche Annäherung der beiden Tapetumhälften gegen einander annehmen muss, so könnte möglicher Weise in höher ausgebildeten Augen ein vollständiger Schluss der Längsspalte stattfinden und demgemäss Bertkau's Angabe doch auf richtiger Beobachtung beruhen. Ich hatte keine Gelegenheit, diese Frage zu entscheiden.

Führt man Schnitte in der Richtung der Längsspalte, so werden natürlich die Querspalten und Streifen senkrecht durchschnitten und stellen sich deswegen als ein in regelmässigen Zwischenräumen durchbrochener Streifen dar (Fig. 6 und 10).

Hinter dem Tapetum, von diesem und der postretinalen Membran eingeschlossen, liegt die gewöhnlich ziemlich umfangreiche Nervenfaserschicht. Die einzelnen Fasern verlaufen vom Tapetum aus und senkrecht dazu nach dem Grunde des Auges, wo sie sich in mehreren

kleinern oder einem grossen Bündel vereinigen und die postretinale Membran durchsetzen. Ich habe niemals Nervenfasern bemerken können, die in anderer Richtung, etwa seitlich an der postretinalen Membran hin und an der Stäbchenschicht vorüber, verliefen. Alle Fasern führten vom Augengrunde in möglichst gerader Richtung nach dem Tapetum oder, wo ein solches fehlt, wie bei den Attiden und bei *Argyroneta*, nach dem Grunde der Stäbchenschicht. Besonders hervorheben möchte ich noch, dass ich auch in den Augen, wo die Kerne der Retinazellen gleichsam seitlich zwischen Glaskörper und Stäbchenschicht herausgedrängt erscheinen und neben dem Augenbulbus liegen, niemals die Nervenfasern nach diesen Kernen hin habe verlaufen sehen, wie es Bertkau in mehreren Fällen annimmt. Die Nervenfasern traten auch hier regelmässig am Grunde der Stäbchenschicht in die Retina ein, und ich glaube auch aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen annehmen zu dürfen, dass eine andere Verbindung zwischen beiden im Auge der Spinnen niemals vorkommt.

Ich wende mich nun zu einem der wichtigsten Punkte in der Anatomie des inversen Spinnenauges, dem Zusammenhang zwischen Nervenfaser und Retinazelle, und damit zu den complicirten gegenseitigen Beziehungen von Retina, Tapetum und Nervenfaserschicht. — Grenacher, der das Tapetum niemals erwähnt, behauptete seiner Zeit mit grosser Bestimmtheit, jede einzelne Nervenfaser erweitere sich an ihrem distalen Ende, nehme das Stäbchen auf und setze sich schlauchförmig als Retinazelle fort, um am Ende den Kern zu umschliessen. Auf Grund dieser Auffassung entstand Grenacher's bekanntes Schema des Nebenauges von *Epeira* (tab. 2, fig. 18 B). Dieser Anschauung trat Bertkau entgegen. Nach ihm giebt es zwei verschiedene Verbindungsweisen zwischen Retinazellen und Nervenfasern. Im einen Falle sollen die Nervenfasern, zwischen Augenbulbus und postretinaler Membran verlaufend, bis gegen den Glaskörper vordringen und sich dort mit den vordern, kernführenden Theilen der Retinazellen verbinden. Ich erwähnte bereits, dass diese Anschauung durch meine Präparate nicht unterstützt wird. — Im andern Falle sollen die Nervenfasern durch das streifenförmig zerschlitzte Tapetum und zwischen den Stäbchen hindurch an das vordere Ende der Retinazellen herantreten, um sich mit diesem, von hinten her kommend, zu verbinden. Bertkau kam zu dieser letztern Annahme, die er übrigens auch nicht völlig sicher zu begründen vermochte, hauptsächlich durch die Untersuchung von Zupfpräparaten, in denen es ihm gelang, einzelne Retinazellen zu isoliren. Ich habe mit diesem Verfahren keine

guten Erfolge erzielt, weil die schlauchförmigen Retinazellen meist so eng mit einander verschlungen waren und so fest an einander hafteten, dass mir ihre Isolation selten gelang. Dagegen sprechen alle meine Schnittpräparate mit grosser Bestimmtheit für die Anschauung Bertkau's.

Unter Berücksichtigung von Bertkau's Angaben corrigirten Korschelt u. Heider (V. 1, 2, fig. 380 B) das Grenacher'sche Schema. Sie fügten das Tapetum ein und trennten dadurch die vordern Retinazellen mit den Stäbchen von den hintern Nervenfasern. Andere Nervenfasern liessen sie seitlich an den Retinazellen vorbei zu deren vordern, kernführenden Enden verlaufen und sich mit diesen verbinden. Ich kann das erwähnte Schema auch in dieser Form nicht für richtig halten. In dasselbe wurde nämlich auch die Zerschlitzung des Tapetums in Streifen eingezeichnet, indem der Schnitt durch dasselbe nicht als einfache, sondern als in regelmässigen Abständen durchbrochene Linie dargestellt wurde; nun steht aber diese Zerschlitzung in engstem Zusammenhang mit dem Durchtritt der Nervenfasern durch das Tapetum. Selbst wenn also, was ich nicht glaube, eine Verbindung zwischen Retinazellen und Nervenfasern, wie sie dort angegeben wird, in einzelnen Fällen vorkommen sollte, so ist doch noch immer mit Sicherheit anzunehmen, dass sie nicht mit dem beschriebenen Bau des Tapetums zusammentrifft, da der einzige naheliegende Grund für die Zerschlitzung des Tapetums in Streifen, nämlich der Durchtritt der Nervenfasern, dann in Wegfall kommen würde. Ich habe deswegen das Schema von Korschelt u. Heider einer erneuten Correctur unterworfen und unter Beibehaltung des zerschlitzten Tapetums die Nervenfasern in der Weise eingezeichnet, dass sie zwischen Tapetumstreifen und Stäbchen hindurch zu den kernführenden Enden der Retinazellen verlaufen (Fig. 21 B).

Sehr instructiv für die Begründung meiner Anschauung von der Innervation der Retina sind vor allem Schnitte, die senkrecht zu den oben erwähnten Streifen des Tapetums geführt wurden. Auf ihnen erscheinen die Querschnitte der Streifen wie eine Reihe von Gedankenstrichen neben einander liegend. Sind nun die Schnitte sehr dick, so sieht man deutlich die gleichmässige Masse der Nervenfasern sich am Grunde des Tapetums in der Weise zu Bündeln gruppiren, dass jedes Mal in der Lücke zwischen zwei quer geschnittenen Tapetumstreifen eine Anzahl Nervenfasern sich büschelförmig vereinigen und so den Eingang in die Retina finden (Fig. 6). Wie die Tapetumstreifen, so sind natürlich auf diesen Schnitten auch die oben erwähnten Stäbchen-

reihen senkrecht zu ihrer Verlaufsrichtung getroffen, und da jedem Tapetumstreifen zwei Stäbchenreihen entsprechen, so erscheint jetzt über jedem Streifenquerschnitt ein Stäbchenpaar. Wenn also die Nervenbündel zwischen zwei benachbarten Tapetumstreifen in die Retina eintreten, so müssen sie ihren weitern Verlauf zwischen zwei Stäbchenpaaren nehmen, was man auch thatsächlich auf den betreffenden Schnitten erkennen kann; und zwar zeigt es sich, dass die Nervenfasern sich beiderseits von unten nach oben immer enger an die Stäbchen anschmiegen und an deren obern Enden in dem kernführenden Theil der Retinaschicht verschwinden.

Trifft man das Auge etwas schief zu den Streifen des Tapetums, wie es z. B. wegen der Krümmung der Schichten die den eben erwähnten entsprechenden, mehr seitlichen Schnitte thun, so kann ein einziger Schnitt eine Reihe paralleler Tapetumstreifen, darüber Stücke von Stäbchenreihen und dazwischen die Nervenfasern zeigen. Solche Schnitte müssen natürlich sehr dick sein, liefern aber dann mit Hülfe verschiedener Einstellungen des Mikroskops eine ungemein klare plastische Anschauung von den besprochenen Verhältnissen (Fig. 7).

Führt man Schnitte senkrecht zu den Streifen des Tapetums von geringerer Dicke als die oben erwähnten, so kann man oft, zumal in etwas macerirten Präparaten, einzelne Nervenfasern in ihrem ganzen Verlauf verfolgen (Fig. 10, 11). Aus der Nervenschicht hervortretend, wird die einzelne Faser, um an einem Tapetumstreifen vorüber zu kommen, häufig zu einer schwachen Einbiegung und Veränderung ihrer Richtung gezwungen. Dass sie, wie Bertkau angiebt, unter dem Tapetum anschwillt, um sich bei dem Durchtritt plötzlich zu verdünnen, habe ich nie gefunden; die Nervenfaser erschien immer als ein in allen Punkten gleichmässig dicker Faden. Sie legt sich dann oberhalb vom Tapetum ihrer ganzen Länge nach eng an das betreffende Stäbchen an, wobei jedoch meistens die Grenze zwischen der Nervenfaser und dem stäbchenführenden Theil der Retinazelle deutlich erkennbar bleibt. Erst am obern Rande der Stäbchenschicht geht ihre Spur zwischen den dicht gedrängten, schlauchförmigen Zellen verloren.

Schliesslich überzeugten mich noch von der Richtigkeit meiner Anschauung die von Bertkau bereits zur Begründung derselben herangezogenen Querschnitte durch die Stäbchenschicht (Fig. 12). Wie schon oben erwähnt wurde, zeigen diese Bilder die Querschnitte von den zahlreichen Parallelreihen der Stäbchen, von denen jede einzelne am centralen Ende in die eine, am peripheren in die andere ihrer beiden Nachbarreihen übergeht, so dass durch dieses regel-

mässige, zickzackförmige Hin- und Herbiegen des Stäbchenbandes das erwähnte Bild einer Rosette oder eines unregelmässigen Sterns erzeugt wird. Neben und zwischen diesen Stäbchenreihen finden sich ebenso viele Reihen ganz kleiner, punktförmiger Gebilde, die unzweifelhaft als Querschnitte von Nervenfasern anzusehen sind. Sehr regelmässig liegt neben jedem Stäbchenquerschnitt ein solches Pünktchen, bald ihm eng anliegend, fast als wäre es nur ein Theil von ihm, bald etwas davon entfernt; und so entsteht zu jeder Stäbchenreihe eine Parallelreihe von Nervenfasern. Es findet jedoch nicht etwa ein Alterniren dieser Reihen statt, sondern dieselben sind paarweise angeordnet: auf zwei Stäbchenreihen folgen zwei Nervenreihen u. s. f. Der regelmässig wiederkehrende Rhythmus dieser Anordnung erklärt sich sehr leicht aus der oben gegebenen Darstellung des Verlaufs der Nervenfasern: je zwei benachbarte Stäbchenreihen entsprechen einem Tapetumstreifen, auf dem sie stehen; je zwei benachbarte Nervenfaserreihen entsprechen einer Tapetumspalte, durch welche sie in die Retina eintreten. Naturgemäss verbinden sich die Fasern einer Nervenreihe mit den Zellen, denen die benachbarte Stäbchenreihe angehört.

Alle die hier aufgeführten Thatsachen scheinen mir mit grosser Bestimmtheit für meine Auffassung von der Innervation der Retina zu sprechen. Leider war ich nicht im Stande, auch die Art und Weise der Verbindung zwischen Retinazelle und Nervenfaser, diesen beiden wichtigsten Elementen des Auges, einer Nachprüfung zu unterziehen, da mir die Isolirung gut erhaltener Retinaelemente nicht gelang.

Was schliesslich noch die sog. postretinale Membran betrifft, so erscheint diese als eine derbe, vermuthlich chitinöse Schicht, die dem ganzen Auge als Zusammenhalt und Abschluss dient und nur den in Bündeln vereinten Nervenfasern den Durchtritt gestattet.

B. Entwicklung.

(Vergl. das Schema Fig. 20.)

Die Entwicklung der Nebenaugen hat eine eingehende Darstellung nur in der Arbeit von Mark gefunden. Dieser Autor entwirft zum Schluss seiner Untersuchungen ein Schema, das auch in Korschelt u. Heider's Entwicklungsgeschichte übergegangen ist, das aber meinen Präparaten nach den thatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechen dürfte. Darin stellt Mark die Anlage der Nebenaugen als eine einfache taschenförmige Einstülpung dar, durch die das Epithel in drei Schichten über einander gelagert wird. Aus diesen sollen Glaskörper,

Retina und postretinale Membran des erwachsenen Auges gebildet werden. Die Nervenfasern sollen Anfangs zwischen der ersten und zweiten Schicht von der Dorsalseite her, später erst in Folge einer Verlagerung durch die dritte Schicht hindurch an die mittlere retinogene Schicht herantreten. Die Entwicklung der Nebenaugen würde alsdann mit der der Hauptaugen bis auf den einen Punkt übereinstimmen, dass die Stäbchen dort an den äussern, hier an den innern Enden der Retinazellen entstehen und die Nebenaugen im Zusammenhang damit ein Tapetum ausbilden.

Uebrigens entspricht dieses Schema auch keineswegs den nach Präparaten angefertigten Zeichnungen Mark's, sondern scheint vielmehr ein Resultat theoretischer Erwägungen zu sein. Dagegen stimmen Mark's thatsächliche Resultate, wie er sie in seiner eingehenden Darstellung niedergelegt hat, gut mit den meinigen sowie mit den Angaben von Kishinouye (vergl. dessen fig. 50, tab. 16) und nach Korschelt u. Heider (V. 1, 2, p. 597) gemäss persönlichen Mittheilungen von Purcell auch mit den Erfahrungen dieses Autors überein. — Ich werde auf das genannte Schema von Mark zurückkommen, nachdem ich meine eigenen Resultate zur Darstellung gebracht habe.

Auch in der Entwicklung der Nebenaugen beziehen sich meine Untersuchungen zum grössten Theil auf die zweite Augenreihe der Lycosiden. Jedoch sind die Seitenaugen der ersten Reihe sowie die dritte Augenreihe zuweilen berücksichtigt worden. Ihre Entwicklung zeigt keine Abweichung von dem Entwicklungstypus der zweiten Reihe.

Zum bessern Verständniss der Nebenaugenentwicklung will ich zunächst eine allgemeine Darstellung derselben geben, wie sie nach meinen Präparaten vor sich zu gehen scheint. — Vorausschicken möchte ich, dass im Folgenden die Bezeichnungen „dorsal, ventral, vorn, hinten und seitlich" sich immer auf die Augen der zweiten Reihe beziehen. Wie schon oben erwähnt wurde, sind die Augen nicht rein radiär gebaut, sondern zeigen, besonders im Tapetum, eine Andeutung von bilateraler Symmetrie, die in der Entwicklungsweise des Auges begründet liegt und auf Embryonalstadien sogar sehr deutlich ausgeprägt ist. Man kann daher von einer Sagittal-, Frontal- und Transversalebene sprechen, die in den hier beschriebenen Augen mit den entsprechenden Ebenen des ganzen Körpers nahezu zusammenfallen. Ich bezeichne demgemäss mit „vorn" und „hinten" die beiden Enden der Augenaxe, mit „dorsal" und „ventral" die Richtungen senkrecht zur Frontalebene, mit „seitlich" die Richtungen senkrecht zur Sagittalebene.

Ich verweise zum Verständniss des Folgenden auf das beigegebene Schema (Fig. 20), welches mediane Sagittalschnitte durch auf einander folgende Entwicklungsstadien darstellen soll. — Die Entwicklung beginnt mit einer schwachen, von einem ringförmigen Graben begrenzten Einsenkung des später lichtempfindlichen Epithels. — Die Ränder der dadurch entstehenden Vertiefung wachsen über sie empor und nach dem Centrum, nach der Axe der Einsenkung zu, so dass sie diese mehr und mehr überdecken. Jedoch ist diese Ueberwachsung keine gleichmässige, sondern sie schreitet am dorsalen Rande bei weitem stärker fort als am ventralen, während die beiden Seiten des Auges in dieser Beziehung keinen Unterschied zeigen. Zunächst ist natürlich für das überwachsende Gewebe, da man es als eine Faltenbildung des Epithels auffassen muss, Zweischichtigkeit anzunehmen, die jedoch mehr und mehr schwindet. Schliesslich, wenn sich das Zellenmaterial über der zukünftigen Retina von allen Seiten her vereinigt hat und verschmolzen ist, entsteht daraus der Glaskörper, der nur durch eine einzige Lage von hohen Cylinderzellen gebildet wird.

Entgegen dem Vorwachsen des die Einsenkung umgebenden Epithels vertieft sich allmählich der zwischen diesem Randepithel und dem Boden der Einsenkung entstehende ringförmige Graben zu einem tiefen Spalt, einer engen, den Boden der ursprünglichen Einsenkung umgebenden Tasche, die sich in der Weise einstülpt, dass sie sich mehr und mehr unter der Einsenkung zusammenwölbt und diese nach innen abschliesst. Jedoch auch diese Einstülpung findet nicht gleichmässig von allen Seiten statt, sondern vorherrschend von der ventralen Seite des Auges her, also in gerade entgegengesetzter Richtung zu der stärksten Ueberwachsung, und zwar in so hohem Grade einseitig, dass diese Einstülpung oft die ganze zukünftige Retina vom ventralen bis zum dorsalen Rande unterwölbt, während in dorso ventraler Richtung nur eine geringe Zellenmasse ihr entgegenwächst. Demnach fällt die oben erwähnte Sagittalebene des Auges mit den Hauptrichtungen des epithelialen Wachsthums zusammen. Auch hier ist von rechts und links her die Ausbildung dieses Gewebes eine gleichmässige, so dass man auf frontalen Schnitten eine nahezu symmetrische Ansicht des Auges bekommen muss.

Die in der angegebenen Weise nach innen vordringende Einstülpung schliesst sich am Grunde des Auges, soweit dies der dort eintretende und sich mit der darüber liegenden Retina verbindende Nervenstrang (Nervenbündel) gestattet, von allen Seiten zusammen. Aus den beiden Zellenschichten dieser das Auge unterwölbenden Ein-

stülpung entstehen das Tapetum und die postretinale Membran, jenes aus der äussern, diese aus der innern Schicht.

Inzwischen haben die Zellen des ursprünglichen Einsenkungsgebiets an ihren innern Enden die Stäbchen ausgebildet. Diese Zellen bilden eine convexe Schicht, d. h. der Boden der Einsenkung liegt am Rande tiefer als in der Mitte, und somit liegen auch die Enden der von hinten an sie herantretenden Nerven in einer convexen Fläche. Bis zur endgültigen Ausbildung des Auges findet dann noch eine oft ziemlich beträchtliche Einbuchtung der Retina in der Richtung der Augenaxe statt, so dass ihre Oberfläche aus der convexen Krümmung durch eine ebene Lage hindurch schliesslich zur concaven übergeht.

Ich werde nun versuchen, die hier zur Darstellung gebrachte Ansicht von der Entwicklung des Nebenauges aus meinen Präparaten zu begründen. — Leider war es mir aus Mangel an geeignetem Material nicht möglich, die frühesten Entwicklungsstadien dieser Augen zu untersuchen, daher stützen sich meine Angaben nur auf die Befunde an spätern Stadien und beim ausgebildeten Thier. Jedoch sei es mir gestattet, zur Ergänzung meiner Angaben an dieser Stelle auf die Figuren hinzuweisen, die Mark und Kishinouye von frühern Entwicklungsstadien gegeben haben und die mir mit grosser Bestimmtheit für meine Auffassung zu sprechen scheinen.

Die instructivsten Schnitte für das Studium der besprochenen Verhältnisse sind sagittale, weil, wie gesagt, mit der Sagittalebene des Körpers bei den Augen der zweiten Reihe die oben erwähnte Hauptrichtung des epithelialen Wachsthums zusammenfällt.

Ich muss vorausschicken, dass für die Beurtheilung der ziemlich complicirten Entwicklung dieser Augen zunächst nur diejenigen Schnitte in Betracht gezogen werden sollen, welche nahezu durch die Mitte des Auges gehen. Seitliche Schnitte führen sehr leicht zu falschen Auffassungen, da sie die verschiedenen Zellenschichten nicht senkrecht, sondern schräg oder zum Theil parallel zu ihrer Verlaufsrichtung treffen.

Ich werde aus diesen Schnitten im Folgenden zu begründen suchen:

1) die Entwicklung des Glaskörpers,
2) die Entwicklung des postretinalen Gewebes,
3) die Entwicklung der Retina im Zusammenhang mit der Nervenmasse.

1) Glaskörper. Was zunächst die vitreogene, den Glaskörper bildende Zellenmasse betrifft, so erscheint sie auf Sagittalschnitten

durch jüngere Stadien als eine Gruppe von Zellen mit lang gestreckten Kernen, die sich an der dorsalen Grenze der retinogenen — die Retina ausbildenden — Zellenlage über diese gleichsam hinausdrängen. Später (Fig. 14, 15) bedecken diese lang gestreckten, der Körperoberfläche parallel liegenden Kerne die retinogene Zellenmasse bis zu ihrem ventralen Ende und liegen ihr dicht auf.

Bei weitem nicht immer lassen sich in dieser Zellenmasse zwei über einander liegende Schichten unterscheiden. Jedoch sieht man oft an ihrem dorsalen Ende die innern Zellen von dem Epithel des Körpers abbiegen und sich an das dorsale Ende der zukünftigen Retina anschliessen (Fig. 14). Später wird diese Verbindung durchbrochen, und der Glaskörper erscheint dann als eine gesonderte Zellenlage (Fig. 15). — Die Trennung der Retina- und Glaskörperzellen am ventralen Ende ist auf medianen Schnitten gewöhnlich sehr deutlich (Fig. 15 A und B, 16), auch lassen sich an diesem Ende die lang gestreckten vitreogenen Kerne weit besser von den runden retinogenen unterscheiden als an dem andern. — Den dorsal über die Retina vordringenden vitreogenen Zellen wächst von der andern, ventralen Seite der Augeneinsenkung her das Epithel in nur unbedeutendem Maasse entgegen, so dass es nur die weiterhin zu besprechende basale Einstülpung des Auges überdeckt und die letzte spaltförmige Oeffnung verschliesst (Fig. 14).

Erst ziemlich spät erscheint auf Sagittalschnitten vor der retinogenen Zellenmasse der Durchschnitt der vitreogenen Schicht als eine einfache, ununterbrochene Zellenreihe. Zunächst besitzt der Glaskörper noch seine geringste Dicke in der Mitte des Auges, weil sich dort die Retina am stärksten gegen die Körperoberfläche vorwölbt. Er umgreift dann, den Raum zwischen der Körperoberfläche und der Retina ausfüllend, die letztere mit seinen seitlichen Partien (Fig. 17). Erst später, wenn die Retina aus der convexen in die concave Wölbung übergegangen ist, erreicht er, wie im ausgebildeten Auge, seine grösste Breite in der Mitte und geht, seitlich sich verschmälernd, allmählich in die Epidermis über. Da bei Frontalansichten naturgemäss die vitreogenen Zellen an beiden Seiten in die hintere, die retinogenen in die vordere Wand der basalen, das Auge unterwölbenden Einstülpung übergehen, so entsteht zwischen ihnen ein beiderseits nach innen geschweifter Spalt (Fig. 17), der als Querschnitt durch den Spaltraum anzusehen ist, welcher sich in Folge der beschriebenen Entwicklungsvorgänge zwischen vitreogener und retino-

gener Schicht einerseits und den beiden Basalschichten andrerseits gebildet hat.

2) Postretinales Gewebe. — Die oben erwähnte tiefe Einfaltung, aus deren Wänden die beiden basal das Auge unterwölbenden Zellenschichten entstehen, ist auf Sagittalschnitten gewöhnlich sehr deutlich im Längsschnitt zu erkennen. Am ventralen Ende der vitreogenen Zellenreihe sieht man noch in ziemlich späten Stadien deutlich den Spalt, welcher in das Innere des Auges führt und die innerste Zellenreihe ganz scharf von allem übrigen Gewebe abschliesst (Fig. 15). Dieser tiefe, um den Grund des Auges herum verlaufende Spalt dringt auf mehr seitlichen Schnitten oft deutlich erkennbar bis zu dem entgegengesetzten (dorsalen) Ende der Retina vor (Fig. 16). Bei medianen Schnitten wird jedoch die Mitte des Augengrundes durch das Bündel der Nervenfasern eingenommen, die von hier aus nach innen in einem gleichmässigen Strang zum Gehirn verlaufen, nach aussen fächerförmig aus einander tretend sich mit der Retina verbinden. In Folge dessen können die den besprochenen Spalt einschliessenden Zellenreihen nur bis gegen die Mitte des Augengrundes vordringen (Fig. 14, 15). Das so plötzlich zu einem einfachen Strang zusammengedrängte Nervenbündel macht durchaus den Eindruck, als sei es durch das von allen Seiten her anwachsende Gewebe eingeengt worden, und in der That lassen die Schnitte auch oft mit grosser Deutlichkeit erkennen, dass die beiden, hinter Retina und Nervenfaserschicht liegenden Zellenschichten dort, wo das Nervenbündel in das Auge eintritt, in einander übergehen und damit das Vorhandensein einer hier abgeschlossenen Tasche beweisen. Von jenseits des Nervenstrangs, d. h. von der Dorsalseite her, tritt dieser Einfaltung eine schmale Zellengruppe entgegen, in der sich jedoch seltener zwei Schichten und der in den Raum zwischen Retina und Glaskörper einleitende Spalt erkennen lassen (Fig. 14). — Ganz entsprechende Verhältnisse zeigen auch frontale Schnitte, auf denen gewöhnlich von der Medianebene des Körpers, also von der medialen Seite des Auges her, das Zellenmaterial etwas weniger stark gegen das Nervenbündel vordringt als von der Aussenseite (Fig. 17).

Was die Verwendung der beiden besprochenen Zellenschichten betrifft, so dürfte es wohl kaum zweifelhaft sein, dass die hintere von beiden zum Bildungsherd — zur Matrix — der postretinalen Membran wird, wie das auch von Mark angenommen worden ist. Im ausgebildeten Auge fehlt bekanntlich diese Zellenschicht vollständig, und an ihrer Stelle liegt die kernlose postretinale Membran. Das be-

ginnende Verschwinden der Zellen sieht man auf ältern Entwicklungsstadien durch eine undeutlich braune Färbung der Kerne und ihr indifferentes Verhalten gegen Farbstoffe angedeutet. — Was die vermuthliche Umbildung der andern Schicht zum Tapetum betrifft, so werde ich später, bei der Besprechung von Retina und Nervenbündel, darauf zurückkommen.

3) Retina und Nervenfaserschicht. — Diejenige Zellenschicht, aus der sich später die Retina bildet, erleidet während der Entwicklung des Auges nur äusserst geringe Lageveränderungen. Ich glaube, dieser Umstand ist nicht unwesentlich, da bei der Annahme starker Umlagerungen der betreffenden Zellenschicht während der phylogenetischen Entwicklung — so z. B. bei der Auffassung, die dem Schema Mark's zu Grunde liegt — die bedeutende Schwierigkeit entsteht, zu erklären, wie die Thiere die Fähigkeit des Sehens während der Periode behalten konnten, in welcher die Stäbchen nicht, wie vor und nach der Umlagerung, dem Licht zugewandt, sondern in einem Winkel zur Einfallsrichtung der Lichtstrahlen gestellt waren. Nach den Bildern, welche meine Präparate liefern, entsteht in der ontogenetischen Entwicklung die Retina durch Verdickung der betreffenden, etwas eingesenkten Epithelstelle und verändert sich bis zur Vollendung des ausgebildeten Auges nur noch in so fern, als sie aus der ursprünglich convexen Krümmung (Fig. 14, 17) zu der spätern concaven übergeht. Naturgemäss muss während des Uebergangs aus der ursprünglichen in die definitive Lage der Retina ein Stadium auftreten, in welchem die retinogene Schicht völlig in einer Ebene liegt (Fig. 4). Wie ich schon oben bemerkte, gestattet das Auge dann, Schnitte senkrecht zur Augenaxe zu führen, welche die Retina in ihrer ganzen Ausdehnung treffen.

Schliesslich möchte ich noch auf die gegenseitigen Beziehungen eingehen, welche zwischen Retina, Tapetum und Nervenfaserschicht bestehen und die mir ebenfalls für meine oben dargelegte Ansicht zu sprechen scheinen. — Ueber den Bau des Tapetums und die eigenthümliche Stellung der Stäbchen auf demselben habe ich bereits oben gesprochen. Demnach ist die Anordnung der Stäbchen eine derartige, dass auf Querschnitten durch den hintern Theil der Retinaschicht sehr deutlich das Bild einer Perlschnur erscheint, die in der Weise eng zusammengelegt ist, dass sie eine unregelmässige, etwas in die Länge gezogene rosettenförmige Figur bildet. Die einzelnen Schleifen, welche diese Rosette zusammensetzen, entstehen dadurch, dass die Reihen, in welchen die Stäbchen eng an einander gefügt sind, ab-

wechselnd am centralen und am peripheren Ende in einander übergehen; sie sind auf frühern Entwicklungsstadien locker angeordnet und erscheinen erst im ausgebildeten Auge dicht gedrängt und sehr zahlreich. Somit bilden die Stäbchen ein einziges, in sich zurücklaufendes, complicirtes Zickzackband, welches einen in lauter enge Sackgassen zergliederten Raum umschliesst.

Diesen Raum nehmen die Nervenfasern ein, welche vom Grunde des Auges durch das Tapetum und die Schicht der Stäbchen hindurch ihren Weg zu den kernführenden Theilen der Retinazellen nehmen. Genau wie zwischen den Stäbchenreihen bleibt auch zwischen den Streifen des Tapetums eine einzige, ringsum abgeschlossene Oeffnung für den Durchtritt der Nervenfasern frei, die sich aus der einen Längsspalte und den zahlreichen Querspalten zusammensetzt. — Der Zwischenraum zwischen je zwei Stäbchenreihen, die am peripheren Ende in einander übergehen, gehört gemäss dem Vorhergehenden dem innern, rings umschlossenen Raum an. Jedem solchen Zwischenraum entspricht eine der oben beschriebenen Spalten des Tapetums, durch welche die Nervenfasern in den vordern Theil des Auges eintreten (Fig. 7, 8). Zwischen je zwei solchen Spalten liegt ein breiter Streifen des Tapetums, welcher in Folge dessen zwei Stäbchenreihen tragen muss, deren Uebergang in einander am centralen Ende stattfinden muss (Fig. 9).

Das Charakterisirende dieses Aufbaues von Tapetum und Stäbchenschicht ist nun meiner Meinung nach der Umstand, dass die Nervenfasern dauernd von der Mitte und vom Grunde her in den Augenbulbus eintreten und nicht etwa, wie es für die Anschauung Mark's ein nothwendiges Postulat war, ursprünglich von der Seite her und dorsal, später erst in Folge einer Verlagerung von hinten, d. h. vom Grunde des Auges aus. Wenn man sich nämlich die Entwicklungsvorgänge in der Weise vorstellt, wie ich sie beschrieben habe, so bleibt noch zu erklären, wie aus einer ursprünglich am Grunde des Auges und durch die Nervenfaserschicht von der Retina getrennten Schicht das Tapetum zwischen Retina und Nervenfaserschicht entstehen konnte. Leider ist es mir nicht möglich, hierüber bestimmte Angaben zu machen. Zwar habe ich mehrfach Präparate zu untersuchen Gelegenheit gehabt, in denen sich innerhalb der Nervenfaserschicht Streifen erkennen liessen, die senkrecht oder etwas schräg zu den Fasern verliefen (Fig. 14), doch weiss ich nicht, ob ich berechtigt bin, hieraus auf eine allmähliche Hebung der tapetogenen Schicht zu

schliessen. Jedoch scheinen mir theoretische Erwägungen auf eine derartige Annahme hinzuleiten.

Denkt man sich nämlich die Nervenfasern, welche von dem lichtempfindlichen Theil des Epithels frei nach dem Gehirn verliefen, durch allmähliches Vorwachsen von Zellenpartien mehr und mehr eingeschnürt und auf einen geringen Raum beschränkt, so erhält man das auch thatsächlich in den Präparaten häufig wiederkehrende Bild eines von der Mitte des Augengrundes nach dem Grunde der Retinaschicht fächerförmig aus einander tretenden Faserbündels. Denkt man sich nun die hintere der beiden erwähnten Basalschichten in ihrer ursprünglichen Lage verharren und die postretinale Membran ausbilden, die vordere aber, die ich als tapetogene Schicht ansehe, in die Nervenmasse emporrücken, so dürfte es nicht allzu willkürlich sein, sich vorzustellen, dass die Zerschlitzung des Tapetums unter dem Einfluss der ihm Widerstand leistenden Nervenfasern stattfindet, ohne dass ich deswegen die Vorstellung einer grob mechanischen Zerschneidung dieser Schicht befürworten wollte.

Die Hauptrichtung der Zerschlitzung des Tapetums steht senkrecht zu dem oben erwähnten Längsspalt desselben und zugleich auch senkrecht zu der Hauptrichtung des epithelialen Wachsthums während der Entwicklung des Auges. Daraus folgt, dass bei der oben erwähnten nusschalenförmigen Gestalt des Tapetums, dessen Wölbung Anfangs noch viel stärker ist als später, die Richtung der stärksten Krümmung mit der Hauptrichtung der Streifenausbildung übereinstimmt. Findet nun wirklich, wie ich annehme, eine Hebung der tapetogenen Schicht statt, so müsste diese am stärksten sein in der Richtung stärkster Krümmung, und dieser Umstand wäre vielleicht als Ursache dafür anzusehen, dass die Streifenbildung vorwiegend in dieser Richtung stattfindet.

Gegenüber der Art und Weise der Nebenaugenentwicklung, wie ich sie hier angegeben habe, ist die von Mark in seinem oben erwähnten Schema zur Darstellung gebrachte verhältnissmässig einfach. Aber trotzdem scheinen mir meine Präparate mit grosser Bestimmtheit für ihre Unhaltbarkeit zu sprechen. Es sind hauptsächlich drei Eigenthümlichkeiten, die in den Schnittbildern aller Entwicklungsstadien regelmässig wiederkehren und die mir mit der Auffassung Mark's unvereinbar zu sein scheinen:

1) dass die Masse der vitreogenen Zellen an ihrem ventralen Ende nicht in die der retinogenen übergeht, sondern scharf von ihr

getrennt erscheint, während sie sich häufig am dorsalen Ende mit dieser verbindet;

2) dass die hinter der Retina gelegenen Zellen sich nicht in einer, sondern in zwei Reihen anordnen;

3) dass die Nervenfasern stets nur vom Augengrunde, zwischen Retina und postretinalem Gewebe eintreten, nie von der dorsalen Seite her, zwischen Retina und Glaskörperzellen.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1) In beiden Augentypen verbinden sich die Nervenfasern mit den kernführenden Enden der Retinazellen, während die stäbchenführenden Enden frei sind.

2) In beiden Augentypen entstehen die Stäbchen am ursprünglich dem Licht abgewandten innern Ende der Epidermiszellen.

3) In den Hauptaugen kommen die Stäbchen in Folge einer Inversion der Retina vor die Zellkerne zu liegen.

4) In den Nebenaugen erleidet das die Retina ausbildende Epithel nur eine schwache Einsenkung. Daher liegen die Stäbchen hier dauernd hinter den Kernen der zugehörigen Sehzellen.

Literaturverzeichniss.

Bertkau, Ph., Beiträge zur Kenntniss der Sinnesorgane der Spinnen in: Arch. mikr. Anat., V. 27, 1886.

Graber, V., Ueber das unicorneale Tracheaten- und speciell das Arachniden- und Myriapodenauge, ibid. V. 17, 1879.

Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden etc., Göttingen 1879.

Kishinouye, On the development of Araneina, in: J. Coll. Sc. Univ. Tokyo, Japan, V. 4, Part 1, 1891.

Korschelt, E. und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. Heft 2, Jena 1892.

Locy, W., Observations on the development of Agelena naevia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge, V. 12, No. 3, 1886.

Mark, E. L., Simple eyes in Arthropods, ibid. V. 13, No. 3, 1887.

Purcell, Ueber den Bau der Phalangidenaugen, in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894.

Simon, E., Les Arachnides de France, V. 7, Paris 1879.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.